

EFFECTO DE LA TEMPERATURA EN LA PRODUCCION DE FRUTOS EN *PUYA BERTEROANA* MEZ (BROMELIACEAE)

TEMPERATURE EFFECT ON THE FRUIT PRODUCTION IN *PUYA BERTEROANA* MEZ (BROMELIACEAE)

José G. García-Franco*, Claudia Ortiz C.** y Mary T. Kalin Arroyo**

RESUMEN

Se analizó el efecto de la temperatura sobre la reproducción de *Puya berteriana* Mez (Bromeliaceae) en el Cerro Sta. Inés, Chile (32° 10' S, 71° 30' W, 80 ms.n.m.) durante el período reproductivo de 1991. La densidad de la población fue de 0,07/m² (grupos de plantas/m²) y la de los grupos reproductivos fue de 0,01/m². Aunque no todas las inflorescencias formaron frutos, la eficiencia reproductiva de la bromelia fue alta en este período (cociente fruto/flor 0,59). La temperatura del aire en los lados expuestos y no expuestos de la inflorescencia fue significativamente diferente ($p < 0,05$), mientras que la temperatura del interior de las flores y el número de frutos producidos no fueron diferentes ($p > 0,05$); la pubescencia de las brácteas florales podría ayudar a mantener estable la temperatura floral. Las diferencias tal vez puedan expresarse en el número de semillas por fruto, en la viabilidad de éstas y en la sobrevivencia de las plántulas. Las flores son visitadas por colibríes, moscas y mariposas. Los cambios de temperatura y del viento a través del día no afectan el comportamiento del patrón de visitas de los colibríes (principalmente por las mañanas y en las tardes). Las fluctuaciones diarias y estacionales de los factores climáticos (temperatura y viento) pueden afectar diferencialmente las oportunidades reproductivas de las flores en una inflorescencia y entre individuos de la población.

PALABRAS CLAVES: *Puya berteriana*, producción de frutos, efecto de la temperatura.

ABSTRACT

We studied the effect of temperature on the reproduction of *Puya berteriana* Mez (Bromeliaceae) in the Cerro Sta. Inés, Chile (32° 10' S, 71° 30' W; elevation 80 m) throughout the 1991 reproductive season. Population density was 0,07/m² (groups of plants/m²) and density of reproductive groups was 0,01/m². Although not all inflorescences develop fruits, the reproductive efficiency of the bromeliad was high in this period (fruit/flower ratio 0,59). Air temperature at exposed and not exposed sides of the inflorescences was significantly different ($p < 0,05$), while flower temperature and fruit number were not different ($p > 0,05$); pubescence on the floral bracts could help to maintain floral temperature. However, differences maybe expressed as seed number by fruit, seed viability and seedling survival. Flowers were visited by hummingbirds, flies and butterflies. Weather changes do not affect the behaviour and visitation pattern of the hummingbirds (especially early in the morning and afternoon). Daily and seasonal weather fluctuations (temperature and wind) can differentially affect the reproductive opportunity of flowers in an inflorescence, and between individuals in the population.

KEYWORDS: *Puya berteriana*, fruits production, temperature effect.

*Instituto de Ecología, A.C., Apartado Postal 63, Xalapa, Veracruz 91000, México.

**Departamento de Biología, Facultad de Ciencias, Universidad de Chile, Casilla 653, Santiago, Chile.

INTRODUCCION

Las condiciones ambientales pueden influir significativamente en los sistemas reproductivos de las plantas a diferentes escalas en el tiempo y en el espacio (Corbet, 1990). La temperatura, particularmente, puede afectar la reproducción de las plantas, modificando la tasa de secreción de néctar, la tasa de evaporación del agua en el néctar (concentrando los azúcares) y la actividad de los polinizadores (Corbet, 1990). La temperatura puede modificarse en las cordilleras con el incremento en altitud, disminuyendo 6 °C cada 200 m (Arroyo *et al.* 1982), y también está inversamente relacionada con la intensidad del viento (como en las zonas costeras). El efecto conjunto de la temperatura y el viento podría modificar el movimiento del polen, bajar la temperatura del néctar, tener un efecto secante en éste último (aumentando la concentración de los azúcares), disminuir o afectar la actividad de los visitantes voladores (polinizadores) y, por lo tanto, influir en el éxito reproductivo de las plantas (en términos de frutos producidos). Algunas especies de *Puya* (Bromeliaceae) que habitan en sistemas tropicales alpinos (Miller y Silander, 1991), presentan diferentes grados de pubescencia floral que actúa como aislante y les permite mantener elevada la temperatura de las flores para lograr éxito durante el período reproductivo (Miller, 1986); sin embargo, no se conoce nada sobre el efecto de la temperatura (y/o viento) en especies de zonas costeras. Nosotros analizamos el efecto de la temperatura, producida por la distinta orientación al viento, en la reproducción de *Puya berteroaana* Mez (Bromeliaceae) en el Cerro Sta. Inés, Chile (32° 10' S, 71° 30' W, 80 ms.n.m.). Particularmente estudiamos la eficiencia reproductiva de la población y la influencia de la temperatura del aire y del interior de las flores en el lado expuesto y en el lado protegido de la inflorescencia, en la producción de frutos.

MATERIALES Y METODOS

Puya berteroaana es una planta originaria de Chile que forma una roseta apretada con hojas lineares, fuertemente armadas con espinas, tallo floral de 2 a 5 m de alto y flores suberectas de 5 a 7 cm de longitud dispuestas en espigas compuestas bipinnadas pubescentes (Smith y Downs,

1974). Las flores son hermafroditas y maduran paulatinamente de la base al ápice de la inflorescencia y en cada una de las ramas florales, tienen una vida de aproximadamente 5 días y comienzan el desarrollo de los frutos inmediatamente después de ser fecundadas; cuando no son fecundadas, se pueden apreciar en las ramas restos de pétalos y las brácteas florales (obs. pers.). Como otras bromelias de los sistemas tropicales alpinos (Miller, 1986; Augspurger, 1985), es una especie de lento desarrollo y larga vida, con crecimiento clonal y muerte del ramet al término de la reproducción sexual, formando racimos o grupos de rosetas, por lo que se podría considerar con estrategia de vida semélpara (Young y Augspurger, 1991). Se distribuye abundantemente en laderas asoleadas de los cerros en las provincias centrales de Chile y florece de octubre a noviembre (Hoffmann, 1978). En la época de floración (octubre - noviembre) el viento generalmente tiene una orientación W y NW con velocidades que varían a lo largo del día (Tabla I).

El estudio se desarrolló en las laderas de exposición NW del Cerro Sta. Inés, cercano al Puerto de Pichidangui, Chile (32° 10' S, 71° 30' W, 100 ms.n.m.). El clima es de estepa con nubosidad abundante (Bsn), con una temperatura promedio anual de 14°C, isotermas de octubre, noviembre y diciembre son 13°, 15° y 16°C, respectivamente (Antonioletti *et al.*, 1972) y precipitación entre 100 y 200 mm anuales (Solervicens y Elgueta, 1989). El tipo de vegetación presente es matorral costero, caracterizado por la abundancia de arbustos y hierbas mesófitas (Solervicens y Elgueta, 1989), dominado fisionómicamente por *Puya chilensis* Mol. *P. berteroaana* Mez (Bromeliaceae), *Eupatorium salvia* Colla y *Baccharis concava* D.C. (Compositae), *Adesmia microphylla* H. et A. (Papilionaceae) y *Trichocereus* sp. (Cactaceae). Durante el período de estudio el viento tuvo una orientación W - NW y velocidad de $17 \pm 3,6$ km/h (± 1 SD, n = 16).

Los datos se tomaron del 22 al 24 de noviembre y el 4 y 5 de diciembre de 1991. Para conocer la densidad de los grupos o agregados de plantas y la proporción de grupos reproductivos se realizaron 16 transectos de 30 m x 6 m separados 10 m uno de otro (superficie total 2880 m²). En diez agregados reproductivos se cuantificó el número de ramas por inflorescencia, el número total de flores producidas por ramas y el número

total de frutos producido. Por último, en 10 inflorescencias se cuantificaron los frutos desarrollados, en ramas del lado expuesto y ramas del lado protegido. Durante dos días, a diferente hora del día y en distinto racimo reproductivo, se obtuvieron en 15 inflorescencias las temperaturas del interior de seis flores, tres del lado expuesto (W-NW) y tres del lado protegido (S-SE), mediante un termómetro digital Digi-Sense (JKT Thermocouple, rango -190 a 1000 °C, $\pm 0,3$ °C), utilizando una terminal tipo J para superficies. Inmediatamente después de las mediciones en el interior de las flores, se obtuvieron los datos de la temperatura del aire enfrente de ellas utilizando una terminal tipo J aire/gas (siguiendo la misma secuencia de la toma de temperatura de su interior). Al mismo tiempo, se colectaron algunos visitantes florales y se registró la presencia de otros. Las mediciones de temperatura del aire y de las flores, y las observaciones de los visitantes florales se realizaron en noviembre, los datos sobre la densidad de los racimos y del número de frutos producidos se obtuvieron en diciembre.

RESULTADOS Y DISCUSION

En la zona de estudio los grupos o racimos de *P. berteroa* tienen una densidad de $0,07/m^2$ (195 grupos), siendo $0,01/m^2$ (37 grupos) la densidad de los racimos reproductivos (en el sitio no fueron observados individuos jóvenes o plántulas aisladas). Esto significa que el 18,97% de los agregados en la zona presentaron inflorescencia durante el período reproductivo de 1991. Se encontró $1,4 \pm 0,9$ (± 1 SD) inflorescencias por grupo reproductivo ($n = 37$). Las cifras anteriores sugieren que el número de grupos reproductivos en la población durante el período reproductivo de 1991 fue pequeño en relación al número total de racimos observado. Por ser *P. berteroa* una especie de lento crecimiento y larga vida, las rosetas de un grupo y entre grupos pueden encontrarse en diferentes estados de desarrollo en un momento determinado, por lo que no todos los racimos producirán inflorescencias en un mismo período reproductivo, pudiendo variar de una temporada a otra, la proporción de agregados reproductivos en la población y el número promedio de inflorescencias presentes en ellos.

El número promedio de ramas por inflorescencia fue de $26,0 \pm 3,6$ ($n = 10$), el número pro-

medio de flores por rama fue de $19,4 \pm 5,9$ ($n = 72$) y el número promedio de frutos formados por rama en toda la inflorescencia fue $11,5 \pm 8,8$ ($n = 81$). Para el período reproductivo de 1991, el número estimado de flores por inflorescencia es de 505,18 y el de frutos de 297,96, obteniendo un cociente fruto/flor de 0,59. Los racimos de *P. berteroa* produjeron una gran cantidad de flores con una alta eficiencia reproductiva; a pesar de que se presentó un número relativamente pequeño de grupos reproductivos en la población. Sin embargo, no todas las inflorescencias desarrolladas en 1991 formaron frutos, veinte de ellas fueron observadas sin ningún fruto, algunas se encontraron parcial o totalmente dañadas y/o no completamente desarrolladas, y otras, aunque se apreciaron aparentemente normales, simplemente no formaron frutos. Las causas del desarrollo incompleto, y de la no producción de frutos en la mayoría de las inflorescencias de la población de *P. berteroa* en el Cerro Sta. Inés durante esta época reproductiva son desconocidas; aunque las inusuales condiciones climáticas presentes este año pudieron ser importantes. Sin embargo, siendo *P. berteroa* una especie hermafrodita, las plantas no formadoras de frutos pudieron haber tenido un papel relevante como donadoras de polen para la formación de frutos en otros agregados (Sutherland, 1987). Observaciones a lo largo de diferentes temporadas reproductivas permitirán conocer la constancia o variación de la relación entre el número de flores y frutos producidos y la importancia de la función masculina en la reproducción de la especie.

La temperatura promedio del aire en el lado expuesto al viento fue de $18,7 \pm 1,4$ °C ($n = 42$), mientras que en el lado protegido fue más alta $20,1 \pm 1,9$ °C ($n = 42$). El promedio de la temperatura interior de las flores del lado expuesto fue de $19,0 \pm 1,4$ °C ($n = 42$), y en las flores del lado protegido $19,7 \pm 1,9$ °C ($n = 42$). El número promedio de frutos producido en las ramas del escapo orientadas hacia el viento fue de $11,1 \pm 8,4$ ($n = 40$), mientras que en las ramas opuestas fue de $11,52 \pm 9,5$ ($n = 42$); siendo este último muy cercano al promedio general de frutos por rama. La temperatura del aire a un lado de las flores cubiertas del viento fue significativamente mayor que la del aire al costado de las flores expuestas (Mann-Whitney U; $U = 3,24$ $p < 0,001$; Zar, 1984). Mientras que las diferencias observadas

en la temperatura del interior de las flores así como en el número de frutos del lado de la inflorescencia hacia el viento y del lado cubierto, no son significativas (Mann-Whitney U; $U = 1,47$ y $U = 0,11$ $p > 0,05$, respectivamente) (Zar, 1984).

Aunque en el exterior de ambos lados de la inflorescencia de *P. berteriana* la temperatura es diferente, en el interior de las flores es similar. La pubescencia de las brácteas florales podría estar actuando como aislante manteniendo elevada la temperatura de las flores (como sucede con *P. hamata*, una especie del páramo, Miller, 1986). Mecanismos anatómicos y fisiológicos también pueden contribuir para evitar las fluctuaciones en la temperatura de las flores de *P. berteriana*; se ha visto que el tamaño y biomasa de las inflorescencias puede tener una gran influencia en el balance térmico de las flores (Miller, en prensa).

La temperatura del aire, en ambos lados de la inflorescencia de *P. berteriana*, no interviene en el número de frutos producidos en ellos. Sin embargo, puede influir en el número de semillas por frutos (como en *P. clava-herculis* Miller, 1986), en la viabilidad de éstas y en la sobrevivencia de las plántulas. Esto último es muy importante conocer, ya que en el Cerro de Sta. Inés no se observaron plántulas de *P. berteriana*.

Por otro lado, las condiciones ambientales durante la vida de las flores pueden influir en su éxito reproductivo. En las inflorescencias de *P. berteriana*, las flores de diferentes edades pueden ser afectadas diferencialmente en sus oportunidades de formación de frutos por fluctuaciones durante el día y entre días en la intensidad y dirección del viento así como de la temperatura (Tabla I). El seguimiento de flores individuales permitirá conocer cómo afectan estos cambios la producción de frutos.

Las flores de *P. berteriana* producen gran cantidad de néctar, acumulando un promedio de $177,4 \pm 158,0 \mu\text{l}$ ($n = 308$) en 24 h (Ortiz, García-Franco y Arroyo, datos no publicados). En las flores de *P. berteriana* se encontraron insectos de *Perigea apameoides* Guenée (Lepidoptera, Glossata, Noctuidae, Acronyctinae), *Seioptera importantis* (Diptera: Otitidae), *Diontolobus* sp. (Coleoptera: Peltidae), *Camponotus* sp. (Hymenoptera: Formicidae), numerosos individuos de varias familias de insectos (Neuroptera: Chrysopidae; Diptera: Calliphoridae, Tachinidae, Stratiomyidae; Coleoptera: Cantharidae) y, en menor

cantidad Aracnoídeos (Pseudoescorpionida: Arachnidae). De todos ellos sólo *S. importantis* se considera que está asociada al género *Puya* (J. Solervicens, com. pers.). También fueron observados visitando las flores al colibrí *Patagona gigas* Vieillot (Trochilidae) (en tres ocasiones) y al insecto *Catnia eudemia* Gray (Lepidoptera) (dos veces). Los colibríes son eficientes polinizadores en ambientes andinos y de páramo. Estas aves, al realizar su actividad de forrajeo principalmente por las mañanas y tardes, seguramente no son tan afectadas por las condiciones de viento, ya que en el área de estudio éste es más intenso al mediodía (Tabla I). Aunque las variaciones de las condiciones ambientales durante el día y entre días, sí pueden influir en su comportamiento de visitas a lo largo del periodo reproductivo de *P. berteriana*.

Nuestros resultados indican que a pesar del bajo número de agregados reproductivos en la temporada de floración de 1991, la eficiencia reproductiva de la población es alta. La diferencia de la temperatura del aire entre el lado expuesto al aire y el lado protegido, no se manifiesta en una variación del número de frutos en la inflorescencia de *P. berteriana*. Esto sugiere que la planta pueda tener mecanismos fisiológicos y anatómicos que le permiten mantener la temperatura en las flores con diferente exposición al viento. El patrón de visitas de los colibríes durante la mañana y tarde, les permite funcionar durante las horas del día con menos viento. Es necesario realizar estudios específicos que permitan conocer adecuadamente cómo influyen en la reproducción de *P. berteriana* (la donación de polen, la fecundación de las flores, en el número de semillas producidas por fruto y en su viabilidad, el patrón de visita de los polinizadores) las fluctuaciones diarias y estacionales de las condiciones ambientales.

AGRADECIMIENTOS

Se agradece a J. Solervicens y a A. Angulo la identificación de los insectos. A V. Rico-Gray y G. Williams la lectura crítica del manuscrito. A J.R. Gutiérrez y un revisor anónimo sus comentarios y sugerencias que permitieron mejorar notablemente el escrito. A la Red Latinoamericana de Botánica (RLB) la beca y el apoyo otorgados a JGGF para su estancia en Chile y el desarrollo del estudio.

BIBLIOGRAFIA

- ANTONIOLETTI, R.R., H. SCHNEIDER S., J.L.BORCOSQUE D. Y E. ZÁRATE. 1972. Características climáticas del Norte Chico (26° a 33° de Latitud Sur). Instituto de Investigaciones de Recursos Naturales. Santiago.
- ARROYO, M.T.K., R. PRIMACK AND J.J. ARMESTO. 1982. Community studies in pollination ecology in the high temperate Andes of Central Chile. I. Pollination mechanisms and altitudinal variation. Amer. J. Bot. 69:82-97.
- AUGSPURGER, C.K. 1985. Demography and life history variation of *Puya dasylirioides*, a long-lived rosette in tropical subalpine bogs. Oikos 45:341-352.
- CORBET, S.A. 1990. Pollination and the weater. Isr. J. Bot. 39:13-30.
- HOFFMANN, A. 1978. Flora silvestre de Chile: zona central. Fundación Claudio Gay, Santiago, Chile. 255 pp.
- MILLER, G.A. 1986. Pubescence, floral temperá ture and fecundity in species of *Puya* (Bromeliaceae) in the Ecuatorian Andes. Oecologia 70:155-160.
- MILLER, A.G. AND J.A. SILANDER. 1990. Control of the distribution of giant rosette species of *Puya* in the Ecuatorian Paramos. I. Elevation limits and micro-site preference. Biotropica 23:124-133.
- MILLER, A.G. (en prensa). The functional significance of inflorescence pubescence in tropical alpine species of *Puya*. In: P.W. Rundel, F. Meinger and A.P. Smith. (eds.), Tropical Alpine Environments: Plant Form and Function. Columbia University Press.
- SMITH, L.B. AND R.J. DOWNS. 1974. Flora Neotrópica. Monograph N°. 14 Pitcairnioideae (Bromeliaceae). Hafner Press. New York. 658 pp.
- SOLERVICENS, J. Y M. ELGUETA. 1989. Entomo fauna asociada al matorral costero del Norte Chico. Acta Ent. Chilena 15:91-122.
- SUTHERLAND, S. 1987. Why hermaphroditics plants produce many more flowers than fruits: experimental test with *Agave mckelveyana*. Evolution 41:750-759.
- YOUNG, T.P. AND C.K. AUGSPURGER. 1991. Ecology and evolution of long-lived semelparous plants. TREE 6:285-289.
- ZAR, J.H. 1984. Biostatistical Analysis. Prentice-Hall, Englewood Cliffs, New Jersey. 718 pp.

Año	Mes	Viento orientación / nudos			Temperatura °C	Precipitación mm	Humedad Relativa		
		hora del día 0800	1400	2000			hora del día 0800	1400	2000
1978	octubre	-	W 11	W 5	13,3	-	90	67	88
	noviembre	-	W 10	W 6	15,6	5,3	97	66	82
1985	octubre	E 5	W 11	NW 6	13,9	1,2	83	63	84
	noviembre	NW 7	W 11	NW 7	14,8	0,0	81	63	85
1989	octubre	0 0	W 10	NW 7	12,7	0,4	87	68	84
	noviembre	NW 4	W 9	NW 6	14,1	0,0	89	68	83
1990	octubre	E 4	W 10	W 5	12,3	0,2	82	63	79
	noviembre	W 4	W 11	NW 6	13,7	0,4	84	63	81
1991	octubre	E 5	W 11	W 6	12,9	0,0	85	69	84
	noviembre	0 0	W 10	NW 6	14,3	0,0	86	68	83

Tabla I. Velocidad y dirección del viento registradas en la Estación Meteorológica La Florida, La Serena (29° 54' S, 71° 15' W, 20 ms.n.m.), la más cercana al área de estudio.